

河川付着藻類群落に対する藻食魚アユの機能的反応

阿部 信一郎^{1,2*}・井口 恵一朗^{1,3}¹ 水産総合研究センター中央水産研究所 (〒 386-0031 長野県上田市小牧 1088)² 現所属：茨城大学教育学部 (〒 310-8512 茨城県水戸市文京 2-1-1)³ 現所属：長崎大学大学院環境・水産科学総合研究科 (〒 852-8521 長崎県長崎市文教町 1-14)

Shin-ichiro Abe^{1,2*} and Kei'ichiro Iguchi^{1,3}: Functional response of a grazing fish *Plecoglossus altivelis* to lotic benthic algal assemblages. Jpn. J. Phycol. (Sôru) 70: 183–190, November 10, 2022

The relationship between the feeding rates by a predator and the prey density is referred to as the functional response which has been modeled using different mathematical formulae. We estimated the per capita removal rates of benthic algae by a grazing fish *Plecoglossus altivelis* from the biomass accumulation of the benthic algal mats developed in fish-exlosures and enclosures. We fitted and compared nine different functional response models to the removal rates estimated from the benthic algal biomass ranging from 1.9 to 24.1 g ash-free dry mass m⁻² and fish densities ranging from 0.9 to 8.9 fish m⁻². Suitable model was selected based on the information theoretic approach and the results of the significance test for the model parameters. As a result, the functional response of *P. altivelis* was more clearly described by the model as a function of the ratio of benthic algal biomass to fish densities.

Key Index Words: consumer-resource interactions, herbivory, periphyton, removal rate

¹National Research Institute of Fisheries Science, Fisheries Research Agency, Komaki 1088, Ueda, Nagano 386-0031, Japan

²Present address: College of Education, Ibaraki University, 2-1-1 Bunkyo, Mito, Ibaraki 310-8512, Japan

³Present address: Graduate School of Fisheries and Environmental Sciences, Nagasaki University, 1-14 Bunkyo-machi, Nagasaki, Nagasaki 852-8521, Japan

* Author for correspondence: shin-ichiro.abe.howling@vc.ibaraki.ac.jp

緒言

藻食動物の採食は付着藻類群落の現存量の動態を決める主な要因の一つである (Feminella & Hawkins 1995, Gruner *et al.* 2008, Hillebrand 2008, 2009)。一般に、餌生物の現存量は、捕食者の採食と餌生物の増殖が均衡する現存量に収束する (Case 2000)。餌生物の密度と捕食者の採食速度 (捕食者 1 個体が単位時間あたりに採食する餌生物量) の関係は機能的反応であり (Solomon 1949)、様々な種類の動物で評価されている (Jeschke *et al.* 2004)。藻食動物が付着藻類を採食する速度は、これまでに放射性リン同位体を用いて米国の森林地帯を流れる小河川に生息する巻貝類個体群で測定されている (Elwood & Nelson 1972)。また、既往研究の実験データを用いた解析から、藻食動物 1 個体当たりの剥ぎ取り速度 (藻食動物 1 個体が 1 日あたりに基質から剥ぎ取る付着藻類量) は、付着藻類の可用性 (藻食動物を除去した場所の実験終了時の付着藻類現存量で評価) および藻食動物の大きさに比例し、藻食動物の現存量に反比例することが報告されている (Cattaneo & Mousseau 1995)。しかし、河川付着藻類群落に対する藻食動物の機能的反応は未だ明らかにされていない。

これまでに提案されている捕食者の機能的反応を表す数理モデルは大きく 2 つのタイプ、餌生物の個体数密度のみを変

数とするモデル (prey-dependent model) および餌生物と捕食者の個体数密度を変数とするモデル (predator-dependent model) に分かれる (Abrams & Ginzburg 2000)。Holling (1959a, b) は、餌生物の個体数密度を変数とする 3 つの機能的反応モデル、type I モデル (採食速度が線形増加し、ある餌生物の個体数密度で一定になる)、type II モデル (採食速度の増加率が徐々に低下して一定の採食速度に達する) および type III モデル (採食速度が S 字曲線を描いて増加して一定になる) を提案した。それらのモデルは、現在、捕食者の機能的反応を表す基本モデルになっている。その後、Holling のモデルを修正して、餌生物と捕食者の個体数密度を変数とするモデル (Beddington 1975, DeAngelis *et al.* 1975) および捕食者と餌生物の個体数密度の比率を変数とするモデル (Arditi & Ginzburg 1989, Arditi & Akçakaya 1990) が提案されている。それらの数理モデルの有効性は、餌生物および捕食者の個体数密度が異なる条件で採食速度を調べた実験および野外調査で検証されている (Vucetich *et al.* 2002, Jost *et al.* 2005, Kratina *et al.* 2009)。

アユ *Plecoglossus altivelis* (Temminck & Schlegel) は日本の河川に広く分布する両側回遊魚である。本種は重要な内水面水産資源であり、日本各地の河川で種苗放流を中心とし

た増殖事業が行われている。河川に遡上した稚アユは付着藻類を主な食物として成長し、その中にはなわばりを形成して付着藻類を排他的に利用する個体も見られる (Iguchi & Hino 1996)。アユの採食は付着藻類群落の現存量の増加を抑制し、糸状ラン藻 *Tapinothrix janthina* (Bornet & Flahault) Bohunická & J. R. Johansen が優占する群落の形成を促す (Abe *et al.* 2001)。そして、それらの変化は付着藻類群落の増殖速度に影響を及ぼす (Abe *et al.* 2007)。日本の河川生態系において、アユは付着藻類群落の動態および一次生産力に大きな影響を及ぼし得る一次消費者である。その影響を予測するには、まず、アユが付着藻類を剥ぎ取る速度と付着藻類群落の現存量との関係 (付着藻類群落に対するアユの機能的反応) を把握することが必要である (Case 2000)。そこで本研究では、アユの個体数密度を調節した人工河川に形成された付着藻類群落の現存量の時間変化から、異なる付着藻類群落の現存量およびアユの個体数密度におけるアユ 1 尾当たりの剥ぎ取り速度を推定した。そして、得られたデータを、これまでに提案されている代表的な機能的反応モデルに適用して、河川付着藻類群落に対するアユの機能的反応を表す数理モデルについて検討した。

材料と方法

アユ 1 尾当たりの剥ぎ取り速度の推定

本研究では、アユに採食されている付着藻類群落の現存量 N_i における現存量の時間変化を下記の微分方程式 (式 1) で表した。

$$dN_i/dt = m_i N_i - s_i \quad (\text{式 1})$$

ここで、 t は時刻、 m_i は現存量 N_i における付着藻類群落の増加率を表す。 s_i は、現存量 N_i におけるアユの採食によって単位時間当たりに減少する付着藻類群落の現存量を表し、アユ 1 尾当たりの剥ぎ取り速度とアユの個体数密度の積に等しい。

式 1 の微分方程式を解いて、下記の式 2 を得る。

$$N(t) = m_i^{-1}(\exp(m_i t)(m_i N_i - s_i) + s_i) \quad (\text{式 2})$$

ここで、 $t = 0$ の時の現存量を N_i とする。

攪乱の影響がない条件下で、群落が肥厚して藻類細胞が自然に剥離する以前の付着藻類群落の現存量の時間変化は、ロジスティック式で近似できる (阿部ら 2002)。よって、現存量 N_i における現存量の増加率 m_i は、ロジスティック式を変形した下記の式 3 で表される。

$$m_i = N_i^{-1} dN_i/dt = r(1 - K^{-1} N_i) \quad (\text{式 3})$$

ここで、 r および K は、それぞれ付着藻類群落の内的自然増加率および最大現存量を表す。

本研究では、アユに採食されていない付着藻類群落の現存量の時間変化から、付着藻類群落の増加率と現存量の関係式 (式 3) を推定した。アユを収容していない人工河川を準備し、そこに形成された付着藻類群落の現存量を実験開始から 2 日毎に 24 日間 (計 13 回) 測定した。そして、下記の式 4 により各採集日の現存量における増加率を算出した。なお、解析には、藻類細胞の剥離により現存量が大きく減少する以前の

現存量データを用いた。

$$m(N_i) = \ln(N_{i+2} N_i^{-1})/2 \quad (\text{式 4})$$

ここで、 N_i および N_{i+2} は、それぞれ実験開始から t 日および $t+2$ 日の付着藻類群落の現存量を示す。 $m(N_i)$ は現存量 N_i の時の増加率を示す。そして、各採集日の現存量を説明変数および増加率を目的変数とした回帰分析により式 3 を推定した。

付着藻類群落の現存量 N_i におけるアユ 1 尾当たりの剥ぎ取り速度 (g_i) は、式 2 を変形した下記の式 5 を用いて推定した。

$$g_i = s_i/D = m_i(N_i(t) - N_i \exp(m_i t)) D^{-1} (1 - \exp(m_i t))^{-1} \quad (\text{式 5})$$

ここで、 D はアユの個体数密度を示す。

本研究では、アユに採食されている付着藻類群落の現存量の時間変化から、アユ 1 尾当たりの剥ぎ取り速度を推定した。アユの収容個体数を変えた人工河川を準備し、そこに形成された付着藻類群落の現存量を実験開始から 2 日毎に 24 日間 (計 13 回) 測定した。そして、各採集日の現存量を式 3 に代入して推定した m_i およびアユの個体数密度を式 5 に代入して、各採集日の現存量におけるアユ 1 尾当たりの剥ぎ取り速度を推定した。

付着藻類群落の現存量データの収集

付着藻類群落の現存量の時間変化を 2 回の実験 (実験 1 は 2007 年 6 月 11 日～7 月 5 日、実験 2 は 2007 年 7 月 24 日～8 月 17 日) で測定した。実験に用いた人工河川は、独立行政法人旧水産総合研究センター中央水産研究所上田庁舎 (36°23' N, 138°16' E) の敷地内にある横列した 4 つの防水コンクリート製屋外池 (4 × 2 m) 内に作成した。各屋外池に地下水 (8.6 L min⁻¹) と千曲川の河川水 (3.0 L min⁻¹) を注水して水深 30 cm に調整し、塩ビ板 (高さ 20 cm) とビニール金網 (高さ 90 cm, 網目合 6 mm) を使って各屋外池内を 2 つの区画 (2 × 2 m) に分けた。そして、各区画に水中ポンプを置いて水流 (流速 21.4 ~ 47.3 cm s⁻¹) を起こしたものを人工河川とした (Abe *et al.* 2007)。各人工河川内の 6 カ所で測定した流速の平均値は、8 つの人工河川の間で有意な差はみられなかった (一元配置分散分析, $F_{7,40} = 0.048, p > 0.9$)。各人工河川の底をビニール金網 (網目合 6 mm) で覆って池底の付着藻類をアユが採食し難い状態にした後、金網の上に 25 枚の素焼きタイル (30 × 30 cm) を並べてアユの採食場所とした。実験中にアユの採食によって *T. janthina* が増殖して付着藻類群落の増加速度が変化することを防ぐため、実験 1 開始 2 週間前にアユ 10 個体 (平均標準体長 97 mm ± 4 (標準偏差), 平均体重 13.25 g ± 1.79, $n = 80$) を各人工河川に収容して付着藻類を採食させて、素焼きタイル上に予め *T. janthina* を増殖させた。実験 1 終了後、人工河川の壁面および底面に付着した藻類をデッキブラシでこそぎ落とし、全ての素焼きタイルを入れ替えた。そして、実験 2 開始 9 日前にアユ 5 個体 (139 mm ± 3, 37.88 g ± 2.69, $n = 40$) を各人工河川に収容して付着藻類を採食させた。なお、人工河川にアユを収容している間は、防鳥網を張って水鳥の侵入を防いだ。実験には配合飼料を給餌して実験に適した大

きさになるまで飼育した琵琶湖産のアユを用いた。供試魚の取り扱い、日本学術会議（2006）が策定した「動物実験の適正な実施に向けたガイドライン」に準じて行った。

8つの人工河川に予め収容していたアユを全て取り上げたあと、各屋外池の1つの人工河川にはアユを収容せず、もう一方の人工河川にそれぞれアユ2尾（0.9尾 m^{-2} ）、4尾（1.8尾 m^{-2} ）、10尾（4.4尾 m^{-2} ）および20尾（8.9尾 m^{-2} ）を収容した。アユの個体数密度は、素焼きタイルで覆われた底面積（2.25 m^2 ）当たりで算出し、自然条件下でみられる範囲内（Abe *et al.* 2004）に設定した。実験に使用した36個体のアユの標準体長および体重の平均値（標準偏差）は、実験1ではそれぞれ112 mm（ ± 4 ）および19.58 g（ ± 2.65 ）、実験2ではそれぞれ144 mm（ ± 4 ）および41.76 g（ ± 4.29 ）であった。アユの平均体重は、実験1および実験2の間で有意な差がみられ（Welchの t 検定、 $df = 58.25$, $t = -26.04$, $p < 0.001$ ）、実験1に比べて実験2で大きかった。実験期間中、人工河川内のアユの状態を毎日観察して衰弱・死亡した個体がいた場合は、同程度の体重の個体と入れ替えた。また、観察中に一定の場所を遊泳し、その場所に侵入した他個体に向かって突進・追尾した個体をなわばり個体としてその尾数を記録した。実験期間中の水温は、15.9～25.4°C（実験1）および18.6～26.6°C（実験2）の範囲で変動した。

付着藻類は、各人工河川の底を6つの場所に分け、それぞれの場所から無作為に選んで取り上げた1枚の素焼きタイル表面に置いた5×5 cmの方形枠内からナイロンブラシと洗ピンを用いて採集した。採集した試料は直ちにガラス繊維ろ紙（Whatman GF/C, Whatman International Ltd, Maidstone, England）でろ過し、現存量測定用の試料とした。なお、実験開始時の付着藻類試料は2つに小分けし、1つの試料は種類組成分析用に10%ホルマリンで直ちに固定した。もう1つの試料はガラス繊維ろ紙でろ過して現存量測定用の試料とした。

本研究では、付着藻類群落の現存量を強熱減量（AFDM）で表した。ガラス繊維ろ紙でろ過した試料を80°Cで1日間乾燥させて0.01 mgまで乾燥重量を秤量した。その後、500°Cで1時間燃焼させて再び0.01 mgまで重量を測定した。燃焼後に減少した重量を採集面積（25 cm^2 ）で除して現存量を算出した（Steinman & Lamberti 1996）。各採集日の現存量は6つの場所から採集した試料の平均値とした。付着藻類群落の種類組成は、Power *et al.* (1988)の方法を用いて求めた。トーマ血球計算盤の計算室に固定した試料を滴下し、光学顕微鏡（ $\times 400$ ）を用いて目盛標線の交点上にあった藻類の種類を記録した。各種類の優占度は、藻類を観察した交点の総数に対する各種類が観察された交点数の割合とした。

統計解析

全ての統計解析は、有意水準 $\alpha = 0.05$ とし、統計解析フリーソフトR version 4.1.1を用いて行った（R Core Team 2021）。アユを収容していない4つの人工河川に形成された付着藻類群落の増加率は、現存量を共変量、人工河川を説明変数、お

よび増加率を目的変数とした共分散分析により比較した。4つの人工河川の間で増加率に有意な差が認められなかった場合は、4つの人工河川の現存量データをまとめて回帰分析を行い、増加率と現存量の関係式（式3）を推定した。なお、回帰分析は、線形回帰分析の前提（残差の等分散性と正規性、および説明変数と目的変数の線形性）を満たしていることを確認してから行った。線形回帰分析の前提の包括的検査は、Rパッケージ“*gvlma*”（Pena & Slate 2019）を用いた。

異なる付着藻類群落の現存量およびアユの個体数密度におけるアユ1尾当たりの剥ぎ取り速度の推定値を、非線形回帰分析を用いて代表的な9つの機能的反応モデル（Table 3）に当てはめてモデル変数を推定した。本研究で用いたモデルは、3つのモデル変数、探索率（searching rate、捕食者が餌生物を探索する単位時間当たりの面積）、処理時間（handling time、捕食者が餌生物を追いかけて捕食し、次の餌生物の探索を開始するまでに要する時間）および干渉係数（interference coefficient、捕食者個体間の干渉の強さを表す）を含む。

なお、Beddington (1975)のモデルに代入するアユの個体数密度（ D' ）は下記の式6を用いて算出した。

$$D' = (F - 1)A^{-1} \quad (\text{式 } 6)$$

ここで、 F および A は、それぞれ人工河川に放流したアユの尾数および素焼きタイルで覆った人工河川の底面積を示す。

Arditi & Akçakaya (1990)のモデルには、アユを収容した人工河川の各採集日の付着藻類群落の現存量とアユの個体数密度の比を代入した。実験で得られたデータに対するモデルの当てはまりの良さは、儉約性を基に評価した。補正赤池情報量規準（AICc）が最も小さいモデルを最適モデルとし、最適モデルのAICcの差（ ΔAICc ）が2以下のモデルを、当てはまりの良いモデルとした（Anderson *et al.* 2000）。AICcはRパッケージ“*AICcmodavg*”（Mazerolle 2020）を用いて算出した。

結果

実験期間中のアユの状態

実験1では、アユの個体数密度1.8尾 m^{-2} の人工河川で実験開始から7日、15日、18日および22日後に、8.9尾 m^{-2} の人工河川で15日後にそれぞれアユ1尾の死亡を確認し、同程度の体重の個体と入れ替えた。実験2では、4.4尾 m^{-2} の人工河川で22日後に、8.9尾 m^{-2} の人工河川で16日後にそれぞれアユ1尾の死亡を確認し、同程度の体重の個体と入れ替えた。また、実験1では4.4尾 m^{-2} および8.9尾 m^{-2} の人工河川でなわばり個体をそれぞれ1尾および2尾観察した。実験2では、1.8尾 m^{-2} 、4.4尾 m^{-2} および8.9尾 m^{-2} の人工河川でなわばり個体をそれぞれ1尾、2尾および2尾観察した。

実験開始時の付着藻類群落の種類組成

実験1および実験2の開始時に、全ての人工河川で*T. janthina*が増殖し、珪藻類に匹敵する構成種となっていた（Table 1）。なお、実験2では、*T. janthina*と同様に基質に固着するラン藻類*Chamaesiphon* spp.が多くみられた。

付着藻類群落の増加率と現存量の関係

実験1 および実験2 共に、アユを収容していない4つの人工河川に形成された付着藻類群落の現存量は、始め指数関数的に増加した後、徐々に増加率が低下して最大現存量に達した。その後、藻類細胞が自然に剥離して減少した (Fig. 1)。そこで、剥離により現存量が大きく減少する以前のデータ (実験1 では0~12日, 実験2 では0~8日) を用いて付着藻類群落の現存量と増加率との関係を解析した。共分散分析の結果、実験1 および実験2 共に、現存量と人工河川の交互作用 (実験1 では $F_{3,16} = 0.237$, $p = 0.869$, 実験2 では $F_{3,4} = 4.011$, $p = 0.107$) および4つの人工河川の増加率 (実験1 では $F_{3,19} = 0.896$, $p = 0.462$, 実験2 では $F_{3,7} = 2.172$, $p = 0.179$) に有意な差は認められなかった。そこで、4つの人工河川の現存量データをまとめて回帰分析した結果、現存量が増加率の変動を有意に説明する直線回帰式が得られた (Fig. 2, 実験1 では $F_{1,22} = 140.5$, $p < 0.001$, 実験2 では $F_{1,10} = 147.4$, $p < 0.001$)。また、推定した直線回帰式の切片および傾きは、全

て有意であった (Table 2)。なお、共分散分析の結果、実験1 と実験2 の回帰式の傾きに有意な差が認められた (現存量と実験の交互作用, $F_{1,32} = 10.061$, $p < 0.005$)。

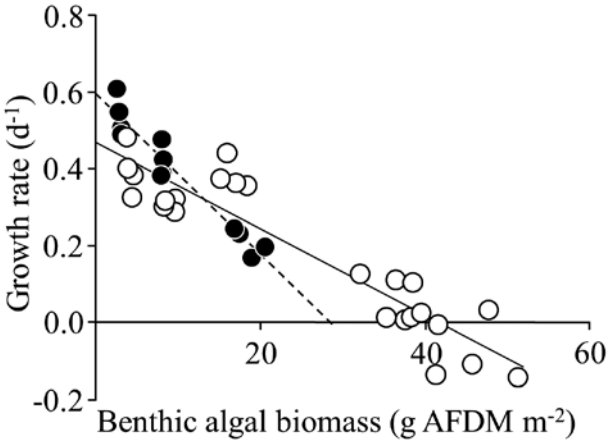


Fig. 2. Relationship between the growth rates and biomass of benthic algal mats developed in the four fish enclosures in experiment 1 (open circle) and 2 (closed circle).

Table 1. Taxonomic composition of benthic algal mats developed in the fish enclosures and enclosures at the start of the experiment 1 and 2. Mean values (± 1 SD) of the dominance of diatoms, *T. janthina* and others are indicated.

	Diatoms	<i>T. janthina</i>	Others
Experiment 1			
Enclosure	0.41 $\pm$ 0.01	0.57 $\pm$ 0.05	0.03 $\pm$ 0.04
Enclosure	0.53 $\pm$ 0.02	0.44 $\pm$ 0.04	0.03 $\pm$ 0.03
Experiment 2			
Enclosure	0.35 $\pm$ 0.13	0.43 $\pm$ 0.11	0.23 $\pm$ 0.05
Enclosure	0.40 $\pm$ 0.14	0.35 $\pm$ 0.10	0.26 $\pm$ 0.09

Table 2. Coefficients (± 1 SE) of the linear regression equations describing the relationship between the biomass and growth rates of the benthic algal mats developed in the fish enclosures in experiment 1 and 2.

	Intercept	Slope
Experiment 1	0.467 $\pm$ 0.028 *	$-1.125 \times 10^{-2} \pm 0.095 \times 10^{-2} *$
Experiment 2	0.591 $\pm$ 0.020 *	$-2.086 \times 10^{-2} \pm 0.172 \times 10^{-2} *$

* $p < 0.01$

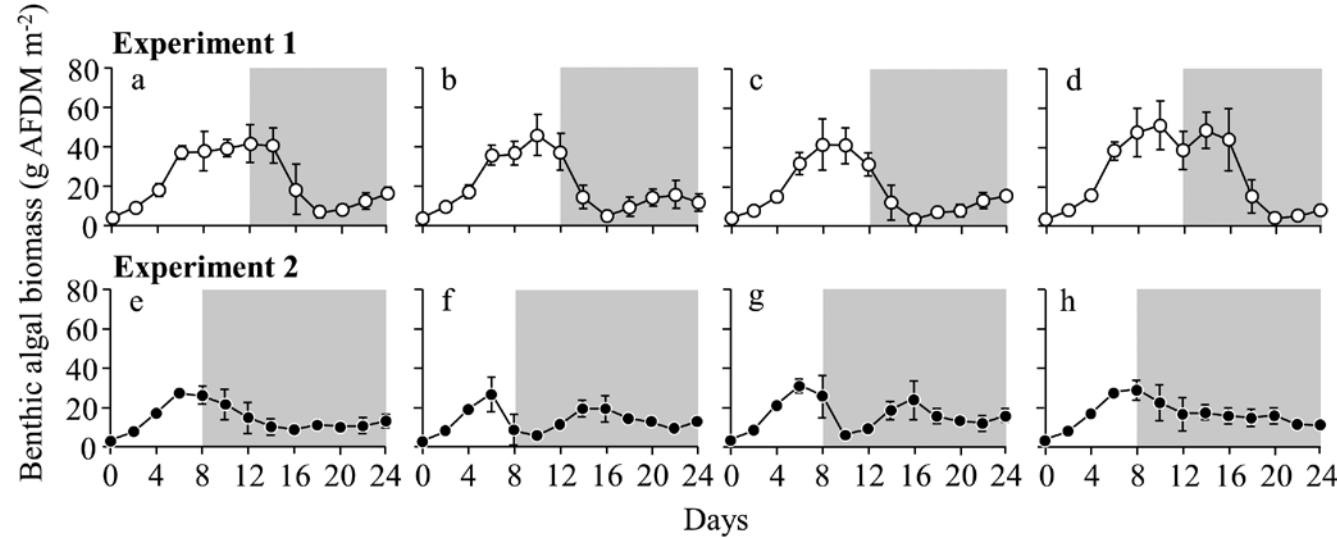


Fig. 1. Biomass accumulation of the benthic algal mats developed in the four fish enclosures in experiment 1 (open circle, a, b, c, d) and 2 (closed circle, e, f, g, h). Mean values (± 1 SD) are plotted. The biomass data in the shaded area were excluded from the analysis due to the inclusion of data after biomass losses by auto-sloughing.

河川付着藻類群落に対するアユの機能的反応

アユを収容した人工河川に形成された付着藻類群落の現存量は $1.9 \sim 24.1 \text{ g m}^{-2}$ の範囲で変動し、アユの個体数密度が大きい人工河川ほど現存量の増加が抑制される傾向がみられた (Fig. 3)。推定したアユ 1 尾当たりの剥ぎ取り速度は、付着藻類群落の現存量と共に増加し、アユの個体数密度が大き

いほど小さくなる傾向がみられた。また、アユの剥ぎ取り速度に実験時期による顕著な違いはみられなかった (Fig. 4)。

異なる付着藻類群落の現存量およびアユの個体数密度におけるアユ 1 尾当たりの剥ぎ取り速度の推定値を 9 つの機能的反応モデルに当てはめた結果、Beddington (1975) の type III モデルの AICc が最も小さかった (Table 3)。また、

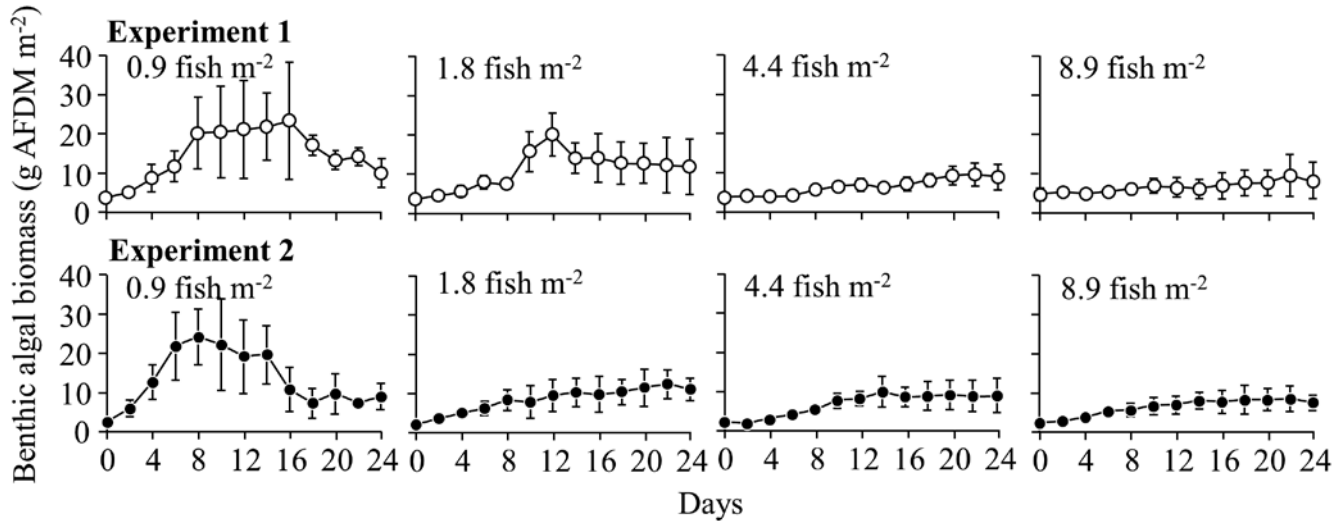


Fig. 3. Biomass accumulation of the benthic algal mats developed in the fish enclosures at 0.9, 1.8, 4.4 and 8.9 fish m^{-2} in experiment 1 (open circle) and 2 (closed circle). Mean values ($\pm 1 \text{ SD}$) are plotted.

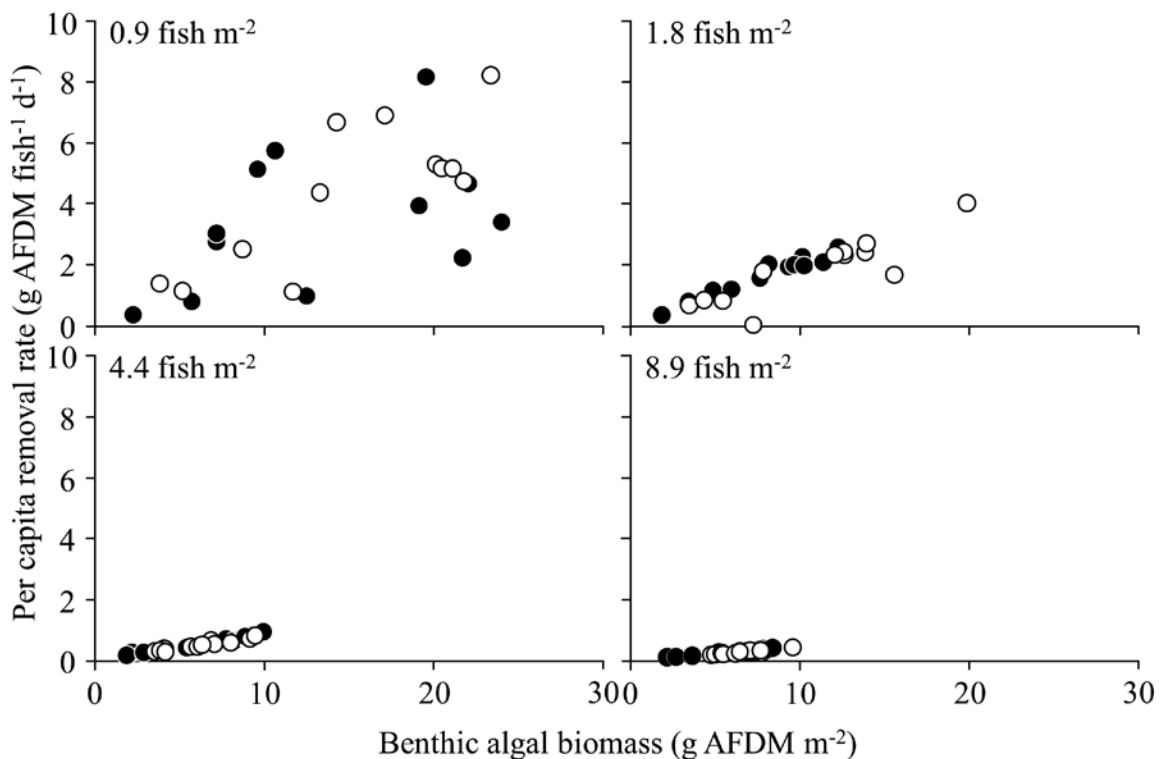


Fig. 4. Relationship between the per capita removal rate by *P. altivelis* and benthic algal biomass at the fish densities of 0.9, 1.8, 4.4 and 8.9 fish m^{-2} in experiment 1 (open circle) and 2 (closed circle).

Table 3. Results of the model selection analysis for the fits of the nine functional response models using the data of both experiment 1 and 2.

	Form	AICc	Δ AICc ^a
Holling's model			
type I	aN	317.8	59.1
type II	$aN/(1 + ahN)$	309.8	51.1
type III	$aN^2/(1 + ahN^2)$	301.8	43.1
Beddington's model			
type I	$aN/(1 + bD')$	266.8	8.1
type II	$aN/(1 + bD' + ahN)$	259.4	0.7
type III	$aN^2/(1 + bD' + ahN^2)$	258.7	0.0
Arditi & Akçakaya's model			
type I	aND^{-m}	267.8	9.1
type II	$aND^{-m}/(1 + ahND^{-m})$	259.4	0.7
type III	$a(ND^{-m})^2/(1 + ah(ND^{-m})^2)$	259.8	1.1

N and D are the biomass of benthic algal mats and fish density, respectively. D' is the fish density calculated using the equation of (F-1)/A. F and A are the number of fish released to the enclosures and surface area covered by the clay tiles, respectively. a and h are the searching rate and handling time, respectively. b and m are the interference coefficients.

^a Δ AICc indicates the difference in AICc from the best fitted model.

Beddington (1975) の type II モデル, Ardit & Akçakaya (1990) の type II および III モデルが Δ AICc < 2 であった (Table 3)。モデル変数の有意性検定の結果, Beddington (1975) の type II および III モデルでは, 3つのモデル変数のうち採食した付着藻類の処理時間のみが有意であった (Table 4)。一方, Ardit & Akçakaya (1990) の type II および III モデルでは3つのモデル変数, 探索率, 採食した付着藻類の処理時間および干渉係数が有意であった (Table 4)。

考察

アユ 1 尾当たりの剥ぎ取り速度は, 付着藻類群落の現存量と共に増加し, アユの個体数密度が大きいほど小さくなる傾向がみられた。儉約性を基準にモデル選択した結果 (Anderson *et al.* 2000), 付着藻類群落の現存量のみを入力変数とする Holling (1959a, b) のモデルに比べて, 付着藻類群落の現存量とアユの個体数密度を入力変数とする Beddington (1975) および Ardit & Akçakaya (1990) のモデルが, アユ 1 尾当たりの剥ぎ取り速度のばらつきをより良く説明するものとして選択された。アユに採食される付着藻類の量は, 付着藻類の現存量が大きいほど多くなると考えられる。一方, 付着藻類の現存量はアユが採食すれば減少するため, アユの個体数密度が増えるほど 1 尾当たりの採食量は減少する。さらに, アユの個体数密度の増加に伴い, アユ 1 尾が付着藻類を採食するために利用できる平均的な河床面積は減少する。また, 他個体に干渉して付着藻類を独占的に利用するなわばり個体の数も変化する (Iguchi & Hino 1996)。本研究では, アユの個体数密度が 1 尾 m^{-2} 以上の人工河川でなわばり個体が観察された。アユの個体数密度の増加に伴い食物をめぐる干渉型競争が強

Table 4. Estimates and standard errors of the parameters included in the four parsimonious models. Results (t values) of the significance test for the parameters are indicated.

Parameter	Estimate	SE	t value
Beddington's type II model			
a	0.930	0.508	1.831
b	2.269	1.590	1.427
h	0.089	0.027	3.293 *
Beddington's type III model			
a	1.598	11.571	0.138
b	41.691	308.973	0.135
h	0.167	0.014	12.156 **
Arditi & Akçakaya's type II model			
a	0.419	0.079	5.289 **
m	1.014	0.195	5.208 **
h	0.089	0.026	3.500 **
Arditi & Akçakaya's type III model			
a	0.064	0.014	4.760 **
m	0.652	0.132	4.957 **
h	0.164	0.014	11.765 **

a and h are the searching rate and handling time, respectively. b and m are the interference coefficients.

* $p < 0.01$, ** $p < 0.001$

まることも, アユの剥ぎ取り速度が変化する一因と考えられる。以上により, アユ 1 尾当たりの剥ぎ取り速度は, 付着藻類群落の現存量と共に, アユの個体数密度の影響を受けて変化すると考えられる。

付着藻類群落の現存量の増加に伴うアユ 1 尾当たりの剥ぎ取り速度の変化は, 剥ぎ取り速度の増加率が徐々に低下して一定の速度に達する type II モデル, および剥ぎ取り速度が S 字曲線を描いて増加して一定の値になる type III モデルでより良く説明された。type II の機能的反応は多くの動物で確認されており, 捕食者の一般的な機能的反応と考えられている (Jeschke *et al.* 2004)。一方, 捕食者が type III の機能的反応を示す場合, 餌生物の密度が低いときに捕食による餌生物の死亡率が小さくなる。そのため, type III の機能的反応は, 捕食による餌生物の絶滅リスクを軽減すると考えられている (Sarnelle & Wilson 2008)。しかし, type III の機能的反応を示す捕食者の事例は非常に限られている (Jeschke *et al.* 2004)。アユの機能的反応のタイプを確定するためには, 付着藻類群落の現存量が小さい状態から大きい状態までの広い範囲にわたってアユの剥ぎ取り速度を推定する必要がある。その際, 付着藻類群落の現存量が小さいときの増加速度を正確に把握し, 剥ぎ取り速度を推定することが重要と考えられる。今後, アユの個体数密度が小さい条件下でさらにデータを収集し, 付着藻類群落の現存量とアユの剥ぎ取り速度の関係を精査することが必要である。

付着藻類群落の現存量の時間変化からアユの剥ぎ取り速度を推定する場合, 付着藻類群落の一次生産力の違いが推定

値に影響する可能性が考えられる。本研究では、実験時期によって付着藻類群落の増加率と現存量の関係に違いがみられた。しかし、剥ぎ取り速度の推定値は実験時期による顕著な違いはみられなかった。人工河川の周囲には太陽光を遮るものがなく、実験に用いた河川水および地下水の栄養塩濃度も高いため、人工河川に形成された付着藻類群落の一次生産力が高い状態にあったと考えられる (Abe *et al.* 2007)。また、アユの排泄が栄養塩の再生利用を促進し、付着藻類群落の一次生産力を高めていた可能性が考えられる (e.g. Taylor *et al.* 2012)。本研究では、付着藻類群落の一次生産力が高い状態にあったため、付着藻類群落の増加率と現存量の関係の違いが推定値に大きく影響しなかったものと考えられる。その他、アユの剥ぎ取り速度は体サイズによって変化することが予想される。しかし、本研究で用いたアユの体サイズは、実験時期によって異なっていたにもかかわらず、本研究で使用した体サイズの範囲では剥ぎ取り速度に顕著な違いはみられなかった。今後、河川に遡上した稚アユおよび成長した大型のアユ個体の剥ぎ取り速度を調べ、アユの体サイズと剥ぎ取り速度の関係について検討することが必要である。

本研究で解析した9つの機能的反応モデルのうち、実験で得られたデータに対する当てはまりが良く、かつ全てのモデル変数の有意性が確認された Arditi & Akçakaya (1990) の type II および III モデルが、アユの機能的反応を表すモデルとして最も適していると考えられた。しかし、数理モデルの予測値はモデル変数の値によって異なる。今後、野外調査等を通して、モデル変数の妥当性を検証することが重要と考えられる。例えば、探索率は、他個体の干渉を受けていないときのアユの採食範囲に相当すると考えられる。また、採食した付着藻類の処理時間は、アユが付着藻類を採食する頻度から評価できると考えられる。さらに、本研究で得られた機能的反応モデルを用いてアユが生息する河川の付着藻類群落の現存量を予測し、推定値と実測値を比較することでモデルの有効性を検証することが重要と考えられる。

まとめ

アユは、日本の河川生態系において、付着藻類群落の構造および機能に大きな影響を及ぼし得る藻食者である。本研究では、アユの個体数密度を調節した人工河川に形成された付着藻類群落の現存量の時間変化から、異なる付着藻類群落の現存量およびアユの個体数密度におけるアユの剥ぎ取り速度 (アユ1尾が1日当たりに基質から剥ぎ取る付着藻類量) を推定した。実験で得られたデータを9つの機能的反応モデルに当てはめた結果、剥ぎ取り速度は、付着藻類群落の現存量のみを変数とするモデルに比べ、現存量とアユの個体数密度を入力変数とするモデルでより良く説明された。さらに、モデル変数の有意性検定の結果から、付着藻類群落に対するアユの機能的反応を表すモデルとして、Arditi & Akçakaya (1990) の type II, III モデルが適していると考えられた。今後、得られた機能的反応モデルを用いてアユが生息する河川の付着藻

類群落の現存量を予測し、モデルの有効性を検証することが重要である。

謝辞

本研究の実験は、独立行政法人旧水産総合研究センター中央水産研究所の2007年度一般交付金予算を用いて行った。また、JSPS 科研費 18H02267 の助成を一部受け、実験データの解析を行った。

引用文献

- 阿部信一郎・南雲保・田中次郎 2002. ロジスティックモデルによる河川付着藻類群落の量的動態の解析. 陸水学雑誌 63: 209–213.
- Abe, S., Uchida, K., Nagumo, T., Ioriya, T. & Tanaka, J. 2001. Effects of a grazing fish, *Plecoglossus altivelis* (Osmeridae), on the taxonomic composition of freshwater benthic algal assemblages. Arch. Hydrobiol. 150: 581–595.
- Abe, S., Uchida, K., Shimizu, A., Nagumo, T. & Tanaka, J. 2004. Algal succession corresponding with the upstream migration of ayu *Plecoglossus altivelis* in the Nezugaseki River. Jpn. J. Phycol. 52 (Supplement): 11–15.
- Abe, S., Uchida, K., Nagumo, T. & Tanaka, J. 2007. Alterations in the biomass-specific productivity of periphyton assemblages mediated by fish grazing. Freshw. Biol. 52: 1486–1493.
- Abrams, P. A. & Ginzburg, L. R. 2000. The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither? TREE 15: 337–341.
- Anderson, D. R., Burnham, K. P. & Thompson, W. L. 2000. Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. J. Wildl. Manag. 64: 912–923.
- Arditi, R. & Akçakaya, H. R. 1990. Underestimation of mutual interference of predators. Oecologia 83: 358–361.
- Arditi, R. & Ginzburg, L. R. 1989. Coupling in predator prey dynamics: ratio-dependence. J. Theor. Biol. 139: 311–326.
- Beddington, J. R. 1975. Mutual interference between parasites or predators and its effect on search efficiency. J. Anim. Ecol. 44: 331–340.
- Case, T. J. 2000. Exploited resources. In: An Illustrated Guide to Theoretical Ecology. pp. 223–242. Oxford University Press, New York.
- Cattaneo, A. & Mousseau, B. 1995. Empirical analysis of the removal rate of periphyton by grazers. Oecologia 103: 249–254.
- DeAngelis, D. L., Goldstein, R. A. & O'Neill, R. V. 1975. A model for trophic interaction. Ecology 56: 881–892.
- Elwood, J. W. & Nelson, D. J. 1972. Periphyton production and grazing rates in a stream measured with a ³²P material balance method. Oikos 23: 295–303.
- Feminella, J. W. & Hawkins, C. P. 1995. Interaction between stream herbivores and periphyton: a quantitative analysis of past experiments. J. N. Am. Benthol. Soc. 14: 465–509.
- Gruner, D. S., Smith, J. E., Seabloom, E. W., Sandin, S. A., Nagai, J. T., Hillebrand, H., Harpole, W. S., Elser, J. J., Cleland, E. E., Bracken, M. E. S., Borer, E. T. & Bolker, B. M. 2008. A cross-system synthesis of consumer and nutrient resource control on producer biomass. Ecol. Lett. 11: 740–755.
- Hillebrand, H. 2008. Grazing regulates the spatial variability of periphyton biomass. Ecology 89: 165–173.
- Hillebrand, H. 2009. Meta-analysis of grazer control of periphyton biomass across aquatic ecosystems. J. Phycol. 45: 798–806.

- Holling, C. S. 1959a. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *Can. Entomol.* 91: 293–320.
- Holling, C. S., 1959b. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Entomol.* 91: 385–398.
- Iguchi, K. & Hino, T. 1996. Effect of competitor abundance on feeding territoriality in a grazing fish, the ayu *Plecoglossus altivelis*. *Ecol. Res.* 11: 165–173.
- Jeschke, J. M., Kopp, M. & Tollrian, R. 2004. Consumer-food systems: why type I functional responses are exclusive to filter feeders. *Biol. Rev.* 79: 337–349.
- Jost, C., Devulder, G., Vucetich, J. A., Peterson, R. O. & Arditi, R. 2005. The wolves of Isle Royale display scale-invariant satiation and ratio-dependent predation on moose. *J. Anim. Ecol.* 74: 809–816.
- Kratina, P., Vos, M., Bateman, A. & Anholt, B. R. 2009. Functional responses modified by predator density. *Oecologia* 159: 425–433.
- Mazerolle, M. J. 2020. AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c). R package version 2.3-1. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>
- 日本学術会議 2006. 動物実験の適正な実施に向けたガイドライン. <http://www.scj.go.jp/ja/info/kohyo/pdf/kohyo-20-k16-2e.pdf>
- Pena, E. A. & Slate, E. H. 2019. gvlma: Global validation of linear model assumptions. (Version R package version 1.0.0.3). Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=gvlma>
- Power, M. E., Stewart, A. J. & Matthews, W. J. 1988. Grazer control of algal in an Ozark Mountain stream: effects of short-term exclusion. *Ecology* 69: 1894–1898.
- R Core Team 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.R-project.org/>
- Sarnelle, O. & Wilson, A. E. 2008. Type III functional response in *Daphnia*. *Ecology* 89: 1723–1732.
- Solomon, M. E. 1949. The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.* 18: 1–35.
- Steinman, A. D. & Lamberti, G. A. 1996. Biomass and pigments of benthic algae. In: Hauer, F. R. & Lamberti, G. A. (eds.) *Methods in Stream Ecology*. pp. 295–313. Academic Press, San Diego.
- Taylor, J. M., Back, J. A., Valenti, T. W. & King, R. S. 2012. Fish-mediated nutrient cycling and benthic microbial processes: can consumers influence stream nutrient cycling at multiple spatial scales? *Freshw. Sci.* 31: 928–944.
- Vucetich, J. A., Peterson, R. O. & Schaffer, C. L. 2002. The effect of prey and predator densities on wolf predation. *Ecology* 83: 3003–3013.

(2022 年 7 月 13 日受付, 2022 年 10 月 11 日受理)

通信担当編集委員: 倉島 彰

日本藻類学会研究奨励賞の募集について (第 19 回, 2023 年授与)

研究奨励賞は、我が国の藻類学の発展に積極的に寄与することを期待し、藻類学及びその関連分野において優れた研究成果を上げた大学院修了後 5 年程度以内、推薦の時点でおおむね 40 歳未満の者に授与します。

応募手続など詳しくは日本藻類学会ホームページに掲載の募集案内をご覧ください。

応募締切日: 2022 年 12 月 25 日 (日) 必着

日本藻類学会 70 周年記念特別寄稿集への寄稿の募集

日本藻類学会は 2022 年に創立 70 周年を迎えます。これを記念して、「創立 70 周年記念特別寄稿集」を作成することとしました。しかしながら、寄稿がまだあまり集まっていません。そこで、寄稿の締切を延長して、2022 年 12 月 25 日としました。寄稿の要領につきましては、下記をご覧ください。多くの方のご寄稿をお待ちしております。

「創立 70 周年記念特別寄稿集」の概要

1. PDF 版のみとし、学会ホームページで公開します。
2. 「日本藻類学会に期待すること」、「日本藻類学会の思い出」、「記録として残しておきたいこと」などの他、内容は自由です。
3. 原稿は、MS ワードで作成し、電子メールに添付してお送りください。氏名、タイトル、本文、所属の順に書いてください。文字数は 1000 から 10000 字でお願いします。写

真を添えていただいても構いません。

4. 著者による校正を 1 回行います。

原稿締切: 2022 年 12 月 25 日

原稿送付先および問い合わせ先:

小亀一弘 (kogame@sci.hokudai.ac.jp)

阿部剛史 (tabe@sci.hokudai.ac.jp)

60 周年の時には、和文誌に「若手からのメッセージ」が掲載されました。今回は、特に若手に限ることなく、また、内容を自由としていますので、お気軽に寄稿していただきますようお願い申し上げます。皆様方からの奮ってのご寄稿をお待ちしています。

日本藻類学会